BULLETIN

DU

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

ANNÉE 1970. — N° 4

498e RÉUNION DES NATURALISTES DU MUSÉUM

30 avril 1970

PRÉSIDENCE DE M. LE PROFESSEUR TH. MONOD

COMMUNICATIONS

LE CYCLE SEXUEL DE LACERTA MURALIS *L.* *EN PLAINE ET EN MONTAGNE*

Par H. SAINT GIRONS et R. DUGUY

Le cycle sexuel des Lézards est relativement bien connu chez de nombreuses espèces de la zone tempérée, tant en Europe et en Afrique du Nord qu'aux États-Unis (Dalcq, 1921 ; Reiss, 1923 ; Frankenberger, 1928 ; Herlant, 1933 ; Régamey, 1935 ; Atland, 1941 ; Reynold, 1943 ; Miller, 1948 ; Wilhoft et Quay, 1961 ; Saint Girons, 1963 *a*). Dans la partie moyenne et septentrionale de cette zone, la reproduction a lieu au printemps, le plus souvent en mai et juin ; la spermatogenèse, de type mixte, commence à la fin de l'été, est ralentie ou abortive pendant l'hivernage et se termine au début du printemps. Dans les régions de type méditerranéen plus ou moins aride, la reproduction est souvent plus tardive (juin-juillet) et la spermatogenèse, de type prénuptial, a lieu toute entière au printemps (Courrier, 1929 ; Blount, 1929 ; Kehl, 1944 ; N. Bons, 1963 ; J. Bons et Saint Girons, 1963 ; Saint Girons, 1967). Ces différences, apparemment liées aux conditions climatiques, sont cependant pour une bonne part spécifiques, puisque dans certaines localités on peut trouver à la fois les deux types de cycle sexuel ; c'est le cas, par exemple, au Maroc (Saint Girons, 1963 *b*) et dans le Sud-Ouest des États-Unis (Asplund et Lowe, 1965). Divers travaux, pour la plupart récents (Bartholomew, 1950 ; 1953 ; Galgano, 1951 ; Fox et Dessauer, 1958 ; Licht, 1966, 1967 *a* et *b* ; Mayhew, 1964 ; Fischer, 1967 ; 1968 ; Licht et al., 1969), ont porté sur l'influence expérimentale de la température et de la lumière sur le cycle sexuel des Lézards

mâles ; mais, à notre connaissance, on n'a jamais comparé, dans la nature, le cycle sexuel d'une même espèce dans deux milieux très différents. C'est ce que nous avons tenté de faire dans le présent travail.

Matériel et techniques

L'étude a porté sur 88 spécimens, tous adultes caractérisés, de *Lacerta muralis*. Les Lézards de plaine (33 mâles et 22 femelles) proviennent des environs immédiats de La Rochelle (Charente-Maritime, 46°12′ Lat. N.), pratiquement au niveau de la mer, les Lézards de montagne (16 mâles et 17 femelles), de la Station Biologique d'Orédon (Hautes-Pyrénées, 42°50′ Lat. N.), à 1 850 m. d'altitude. Dans la mesure du possible, les prélèvements ont eu lieu à des dates voisines dans les deux groupes, comme le montre le tableau I.

Tableau I. — Liste du matériel étudié

La Rochelle	♂	♀	Orédon	♂	♀
5 janvier	2	—			
9 février	2	1			
8 mars	2	2	12 mars	1	—
1 avril	2	—			
30 avril	2	2	26 avril	2	2
10 mai	1	1	12 mai	2	3
21 mai	1	1			
6 juin	2	2			
22 juin	2	3	21 juin	3	3
4 juillet	2	—			
19 juillet	3	2	14 juillet	2	3
4 août	2	2	29 juillet	2	2
21 août	2	1			
			31 août au 3 septembre	2	2
12 septembre	2	2			
11 octobre	2	2	6 octobre	2	2
13 novembre	2	1			
15 décembre	2	—			

Les animaux ont été tués par décapitation, dans les minutes ou au plus tard l'heure suivant leur capture. Les pièces prélevées (testicule et rein pour les mâles, ovaire et oviducte pour les femelles) ont été fixées par une immersion

de 20 heures dans le liquide de Halmi, puis incluses à la paraffine après déshydratation et passage par l'alcool buthylique. La taille des follicules ovariens a été mesurée après fixation. Débitées à 5 μ, les coupes ont été colorées par l'acide périodique-Schiff-hématoxyline-picro-indigo carmin, par l'hémalun-éosine et par le trichrome en un temps.

Cycle sexuel des mâles

Tubes séminifères

A La Rochelle, le stade de régression maximale des tubes séminifères, manifestement de courte durée, n'a été observé que chez un animal du 19 juillet et un autre du 4 août. A ce moment, le diamètre des tubes varie de 75 à 90 μ, les spermatogonies sont en deux rangées irrégulières et les cellules de Sertoli,

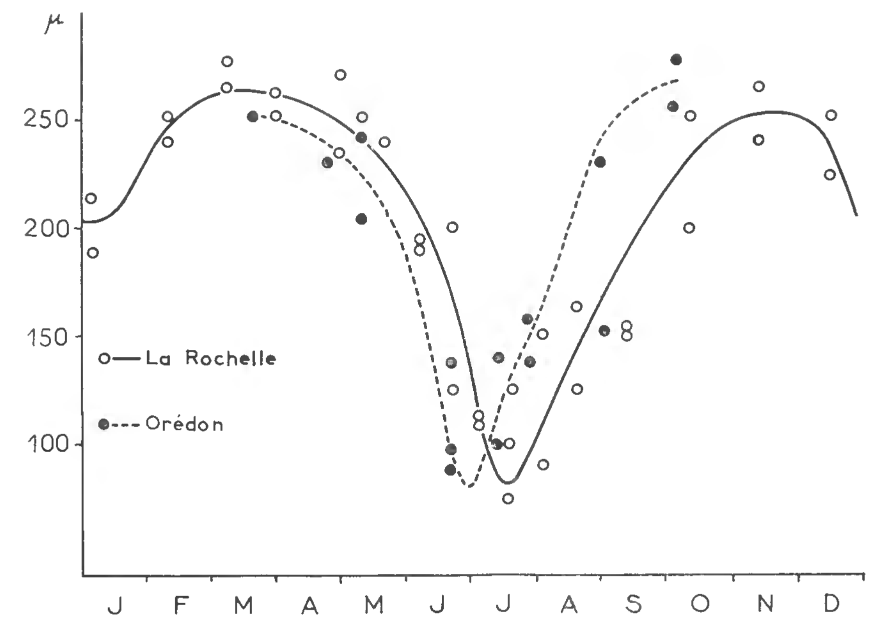


FIG. 1. — Variations saisonnières du diamètre des tubes séminifères chez *Lacerta muralis* en plaine et en montagne.
En abscisses : temps en mois ; en ordonnées : diamètre des tubes séminifères, en μ.

nombreuses, sont souvent éloignées de la basale ; l'emplacement de la lumière est occupé par des éléments en dégénérescence (notamment quelques spermatocytes de premier ordre au stade synizésis) et des grains ou mottes d'un produit APS positif. Chez un individu du 4 août et deux autres du 21 août, le diamètre moyen des tubes séminifères atteint déjà 125 à 165 μ. Les spermatogonies sont en deux rangées assez régulières et les images de mitoses ne sont pas rares ; il existe d'assez nombreux spermatocytes de premier ordre aux stades leptotène ou synizésis et les cellules de Sertoli restantes sont rangées le long de la basale (pl. I, fig. A). Le 12 septembre, la spermatocytogenèse est déjà avancée,

il existe des spermatocytes de tous les stades et même, localement, quelques jeunes spermatides (pl. I, fig. B). Le 11 octobre, le diamètre des tubes séminifères atteint 200 à 250 μ ; les spermatogonies sont en une seule rangée continue, il existe de nombreux spermatocytes et spermatides de tous les stades et même quelques spermatozoïdes chez un individu (pl. I, fig. C). Par la suite, le nombre des spermatogonies continue apparemment à diminuer, bien qu'il existe encore des images de mitoses, tandis que celui des spermatides et surtout des spermatozoïdes augmente. Les spermatocytes, de tous les stades, restent nombreux.

Dans la mesure où il est possible d'en juger sur coupes, la spermatogenèse paraît notablement ralentie de novembre à janvier et surtout en décembre. Puis, à partir de février et jusqu'en juin, les tubes séminifères offrent l'image classique d'une spermatogenèse continue et active (pl. I, fig. D). Les spermatogonies sont en une rangée parfois discontinue le long de la basale, les spermatocytes sont relativement peu nombreux et irrégulièrement répartis, les spermatides dominent très largement et des spermatozoïdes sont présents dans la lumière. Chez un des deux individus du 22 juin le diamètre des tubes séminifères s'est réduit à 125 μ en moyenne (contre 198 μ chez l'autre), mais la spermatogenèse reste apparemment normale.

Il semble que la spermiogenèse s'arrête assez brutalement. Chez deux individus du 4 juillet, les tubes séminifères, dont le diamètre moyen est respectivement de 111 et 115 μ, ne contiennent plus que des spermatogonies en deux ou trois rangées irrégulières, mêlées à des cellules de Sertoli en régression et d'assez nombreux spermatocytes de premier ordre ; mais ces derniers, visiblement abortifs, sont éliminés dès le stade synizésis (pl. I, fig. E). Les grains et mottes de produit APS positif, intra et extra-cellulaires, sont déjà abondants dans la lumière. Ce type de spermatocytogenèse abortive se retrouve chez un Lézard du 20 juillet.

L'évolution de la lignée séminale des Lézards de La Rochelle est donc assez simple. Il existe une brève période de repos des tubes séminifères, à la fin de juillet ou au début d'août, puis les spermatogonies recommencent à se multiplier, parfois dès le début d'août, les spermatocytes I apparaissent presqu'en même temps et les premiers spermatozoïdes sont formés au cours de la première quinzaine d'octobre. Il existe un ralentissement très net de la spermiogenèse de novembre à janvier, voire une légère régression en décembre, puis à partir de février la spermatogenèse reprend et les tubes séminifères présentent les images d'une vive activité jusqu'à la fin de juin. La régression, rapide, a lieu au cours de la première quinzaine de juillet.

Le stade de repos estival est nettement plus précoce chez les Lézards d'Orédon : nous l'avons trouvé chez deux animaux du 21 juin et un autre du 14 juillet. La spermatogenèse reprend également plus tôt et le deuxième spécimen du 14 juillet est déjà pourvu de nombreux spermatocytes I au stade synizésis. Les deux sujets du 29 juillet sont à un stade au moins aussi avancé que les Lézards de La Rochelle du 21 août. Cette avance d'environ un mois ne se retrouve pas tout à fait chez les animaux du début de septembre et, au mois d'octobre, il n'y a plus qu'une faible différence entre les deux groupes. Chez les deux spécimens d'Orédon autopsiés le 6 octobre, l'aspect des tubes séminifères évoque d'ailleurs déjà un ralentissement notable de la spermiogenèse et il n'y a qu'un petit nombre de spermatozoïdes dans la lumière. Le Lézard capturé le 12 mars, sur un rocher entouré de neige, est à un stade très comparable à celui qu'on trouve à partir de février à La Rochelle, c'est-à-dire qu'il offre tous les signes

d'une spermatogenèse accélérée et continue, avec de nombreux spermatozoïdes dans la lumière et des spermatides disposés en chandeliers. Cet aspect persiste jusqu'en mai et la spermatogenèse se termine sans doute durant la première quinzaine de juin ; sur les trois animaux du 21 juin, deux se trouvaient, comme nous l'avons vu, à un stade de repos complet, le troisième étant en fin d'élimination des spermatozoïdes, avec des spermatocytes I en dégénérescence dans la lumière des tubes séminifères, images identiques à celles qui ont été observées chez des Lézards de La Rochelle du 4 et du 20 juillet (pl. I, fig. E).

Malgré l'importance des variations individuelles, il existe donc de notables différences entre les deux groupes. La spermatogenèse se termine et recommence deux à trois semaines plus tôt en montagne ; en outre, la spermatocytogenèse est apparemment plus rapide à ses débuts, si bien que l'avance atteint un mois à la fin de juillet. Par la suite, le phénomène s'inverse et un stade analogue doit être atteint vers la mi-octobre. Il n'a évidemment pas été possible de suivre en montagne l'évolution des tubes séminifères pendant l'hiver. Dès les premières sorties, la spermiogenèse est déjà active, ce qui implique à la fois l'absence d'une involution hivernale importante et une reprise vernale très rapide.

Épididyme

Les modifications spectaculaires de l'épididyme des Lézards au cours du cycle sexuel sont connues depuis longtemps et ont été minutieusement décrites à plusieurs reprises. Nous nous attacherons donc surtout à la chronologie des phénomènes chez *Lacerta muralis*, en plaine et en montagne.

A La Rochelle, le canal de l'épididyme est assez profondément involué d'août à octobre. Son diamètre moyen varie de 40 à 60 μ selon les animaux et surtout selon le niveau de la coupe. L'épithélium, haut de 8 à 10 μ, est constitué en majeure partie par des noyaux irréguliers, juxtaposés et parfois pseudo-stratifiés (pl. II, fig. A). Il existe déjà quelques images de mitoses chez les Lézards autopsiés le 11 octobre et, chez l'un d'eux seulement, on trouve de rares spermatozoïdes dans la lumière. Dès la mi-novembre, le développement du canal de l'épididyme est notable ; son diamètre atteint 75 à 80 μ, la hauteur de l'épithélium 15 à 17 μ. Les noyaux, plus régulièrement ovoïdes, sont maintenant rangés en une couche assez régulière à proximité de la basale et les images de mitoses sont assez fréquentes ; en outre, il y a davantage de spermatozoïdes dans la lumière (pl. II, fig. B). L'aspect est le même en décembre, mais le développement reprend de façon indiscutable dès le mois de janvier. Le 10 février, le diamètre du canal de l'épididyme varie de 110 à 130 μ, la hauteur de l'épithélium de 30 à 32 μ et surtout de gros grains de sécrétion, régulièrement sphériques, de 1 à 3 μ de diamètre, érythrophiles et réagissant faiblement à l'APS, apparaissent en petit nombre dans le tiers apical des cellules et commencent à passer dans la lumière. Les images de mitoses sont rares et les noyaux, sphériques ou ovoïdes, de 5 à 6 μ de diamètre, sont fréquemment juxtaposés ou superposés ; les spermatozoïdes sont nombreux dans la lumière. Le développement maximal est pratiquement atteint dès le mois de mars. A ce moment et jusqu'à la fin du mois de mai, le diamètre du canal de l'épididyme varie entre 160 et 200 μ, la hauteur de l'épithélium entre 50 et 65 μ. Malgré leur hypertrophie, les cellules gardent à peu de chose près l'aspect qu'elles avaient dès le mois de février, mais il n'y a plus d'images de mitoses (pl. II, fig. C). Toutefois,

ce n'est guère qu'à partir du début de mai que la lumière est réellement remplie par une masse composée de spermatozoïdes et de grains de sécrétion apparemment non modifiés.

Le 6 juin, on note déjà une discrète diminution du diamètre du canal de l'épididyme et de la hauteur de l'épithélium, phénomènes qui s'accentuent légèrement chez les Lézards du 22 juin ; il en est de même chez un animal du 4 juillet. Chez les deux individus du 19 juillet, la hauteur de l'épithélium est très réduite (20 à 25 μ), mais la lumière est encore dilatée et remplie d'une masse de grains de sécrétion bien reconnaissables au milieu desquels on ne trouve plus que de rares spermatozoïdes. Toutefois, l'involution de l'épididyme est déjà très avancée chez un Lézard du 4 juillet et elle est achevée chez le troisième spécimen du 18 juillet.

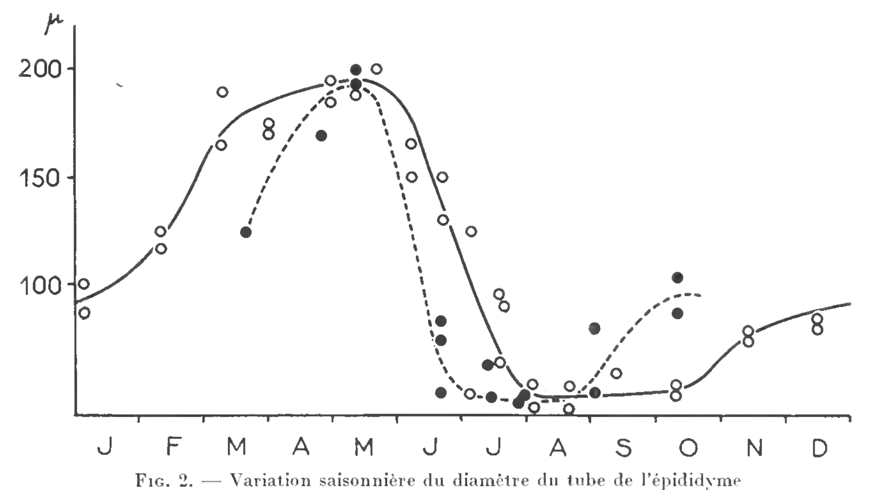


Fig. 2. — Variation saisonnière du diamètre du tube de l'épididyme chez *Lacerta muralis* en plaine et en montagne.
En abscisses : temps en mois ; en ordonnées : diamètre du tube de l'épididyme, en μ.

Par ailleurs, il est assez curieux de constater qu'à l'échelle individuelle il n'existe pas de corrélation stricte entre l'état de l'épididyme et celui du testicule, sauf en ce qui concerne la présence de spermatozoïdes dans la lumière. Les animaux dont la spermatogenèse cesse un peu plus tôt que la moyenne ne sont nullement ceux dont l'involution de l'épididyme est la plus précoce, ou réciproquement.

Chronologiquement, l'évolution de l'épididyme diffère légèrement chez les Lézards d'Orédon, malgré des différences individuelles accentuées. Cet organe est complètement involué en juillet et chez l'un des deux animaux autopsiés au début de septembre ; mais chez l'autre l'épididyme atteint presque le stade décrit en plaine au mois de novembre et il le dépasse nettement chez les sujets du 5 octobre. Dans les trois cas il existe des spermatozoïdes dans la lumière des tubes. Au mois de mars, lors des premières sorties, l'épididyme des Lézards de montagne est au même stade que celui des Lézards de La Rochelle de février, mais en avril et en mai il n'existe plus aucune différence entre les deux lots. L'involution estivale est apparemment plus précoce à Orédon puisque, dès le 21 juin, l'épididyme est déjà au repos complet chez un animal ; chez les deux

autres l'épithélium est aplati, mais il reste encore dans la lumière une certaine quantité de produit de sécrétion, mêlé à de rares spermatozoïdes.

En résumé, la poussée de développement automnal de l'épididyme est nettement plus précoce en montagne, mais le stade de développement maximal n'est atteint qu'un peu plus tard au printemps. Il se termine également plus tôt, puisque l'involution est pratiquement réalisée à la fin de juin.

Segment sexuel du rein

Chez les Squamata, le segment sexuel du rein constitue un récepteur des hormones sexuelles plus pratique et apparemment plus sensible que le comportement ou les couleurs de noces. Il a été utilisé à de nombreuses reprises, notamment chez les Lézards.

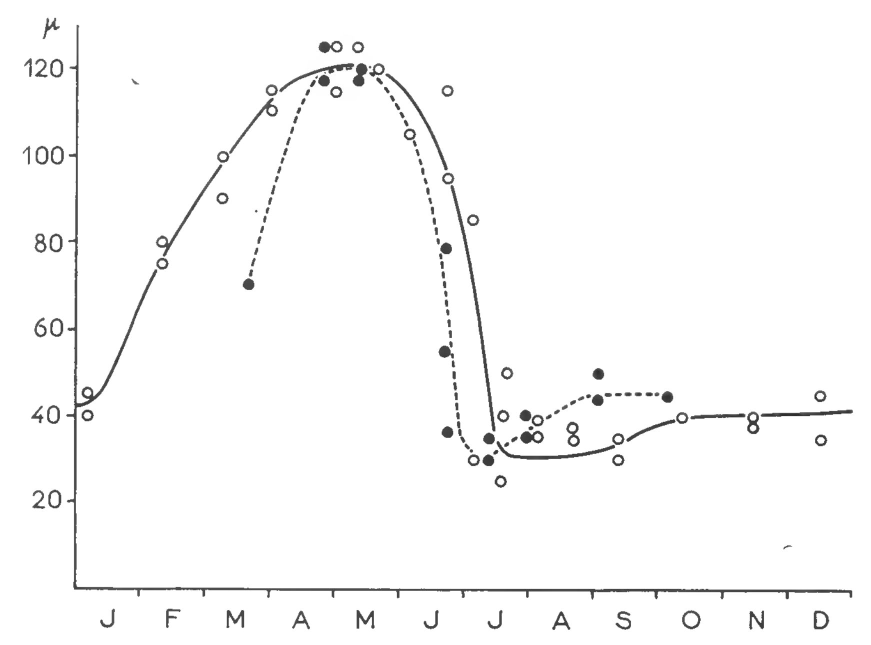


Fig. 3. — Variations saisonnières du diamètre du segment sexuel du rein chez *Lacerta muralis* en plaine et en montagne.
En abscisses : temps en mois ; en ordonnées : diamètre du segment sexuel, en μ.

Chez *Lacerta muralis*, l'évolution du segment sexuel du rein paraît tout à fait synchrone de celle du canal de l'épididyme, à ceci près que le développement automnal est à peine marqué. A La Rochelle, du mois d'août au mois de décembre, la partie profonde du segment sexuel, dont le diamètre varie de 30 à 40 μ, est constituée par des cellules cubiques, à noyaux plus ou moins aplatis et riches en chromatine, tout le corps cellulaire étant rempli par une mucine acide peu dense et relativement homogène. Les canaux collecteurs qui lui font suite sont tapissés par des cellules un peu différentes, prismatiques et plus hautes, à noyaux basaux sphériques ou ovoïdes. En outre la mucine, plus dense, est localisée au tiers apical des cellules (pl. II, fig. D).

Dès le mois de janvier, on constate une légère augmentation du diamètre

du segment sexuel qui passe à 40-45 μ et de la hauteur de l'épithélium, en même temps qu'une diminution de l'abondance des mucines dans les canaux collecteurs où apparaissent en outre quelques images de mitoses. Chez les Lézards autopsiés le 9 février, seule l'extrémité profonde du segment sexuel est encore sans changement. Puis, sur une courte zone de transition où les mitoses sont particulièrement nombreuses, on voit les cellules s'hypertrophier, perdre leur mucine et commencer à élaborer des grains de sécrétion érythrophiles, riches en protides et faiblement APS positifs, plus petits mais par ailleurs très semblables à ceux de l'épididyme (pl. II, fig. F et G). Le reste du segment sexuel, et notamment la totalité des canaux collecteurs, est déjà hypertrophié et séreux. Comme chez d'autres Lézards, la transformation commence manifestement à proximité de l'uretère et gagne progressivement les zones plus profondes. Sur une bonne partie de son étendue, le diamètre du segment sexuel du rein atteint 75 à 80 μ et la hauteur de l'épithélium 28 à 33 μ.

Au début de mars, le segment sexuel est déjà hypertrophié sur toute sa longueur, sans doute depuis une quinzaine de jours. Son diamètre varie entre 110 et 125 μ dans sa partie moyenne (un peu plus à l'extrémité distale des canaux collecteurs, un peu moins à l'extrémité proximale, profonde) et la hauteur de l'épithélium entre 42 et 50 μ. Les cellules épithéliales, prismatiques, sont hautes et étroites, avec des noyaux sphériques basaux ; les mitoses sont exceptionnelles. Il n'existe plus, entre le segment sexuel proprement dit et la partie terminale du segment intermédiaire, qu'une courte zone muqueuse de 150 à 200 μ de long seulement. Le diamètre moyen du segment sexuel augmente encore légèrement en avril et en mai (pl. II, fig. E) et commence à diminuer au début de juin ; comme pour l'épididyme, ce phénomène est un peu plus accentué le 22 juin, sans que l'aspect des cellules soit réellement modifié. Puis l'involution se précipite, les noyaux se ratatinent, beaucoup deviennent pycnotiques et sont éliminés, tandis que le diamètre du segment sexuel diminue rapidement. Les cellules restantes se réorganisent, leurs noyaux redeviennent ovoïdes ou sphériques et enfin des mucines réapparaissent. L'involution est déjà acquise chez un mâle du 4 juillet, alors qu'elle est beaucoup moins avancée chez un autre spécimen de la même date. A partir du 19 juillet, le segment sexuel du rein est au repos et muqueux chez tous les Lézards autopsiés.

Les différences entre les animaux de plaine et de montagne sont analogues à celles qui ont été décrites pour l'épididyme. A Orédon, le développement du segment sexuel du rein est nettement moins avancé le 12 mars que chez les Lézards autopsiés en février à La Rochelle (pl. II, fig. F et G), le retard étant

---

LÉGENDE DE LA PLANCHE I

FIG. A — E. — Cycle spermatogénétique de *Lacerta muralis*, en plaine. Écran vert, grossissement 250 diamètres.

A. — 21 août. Hémalun-éosine. Début de spermatocytogenèse.

B. — 12 septembre. Hémalun-éosine. Spermatocytogenèse active. Quelques spermatides, des premiers stades apparaissent.

C. — 11 octobre. APS-hématoxyline-picro-indigo carmin. Début de spermiogenèse.

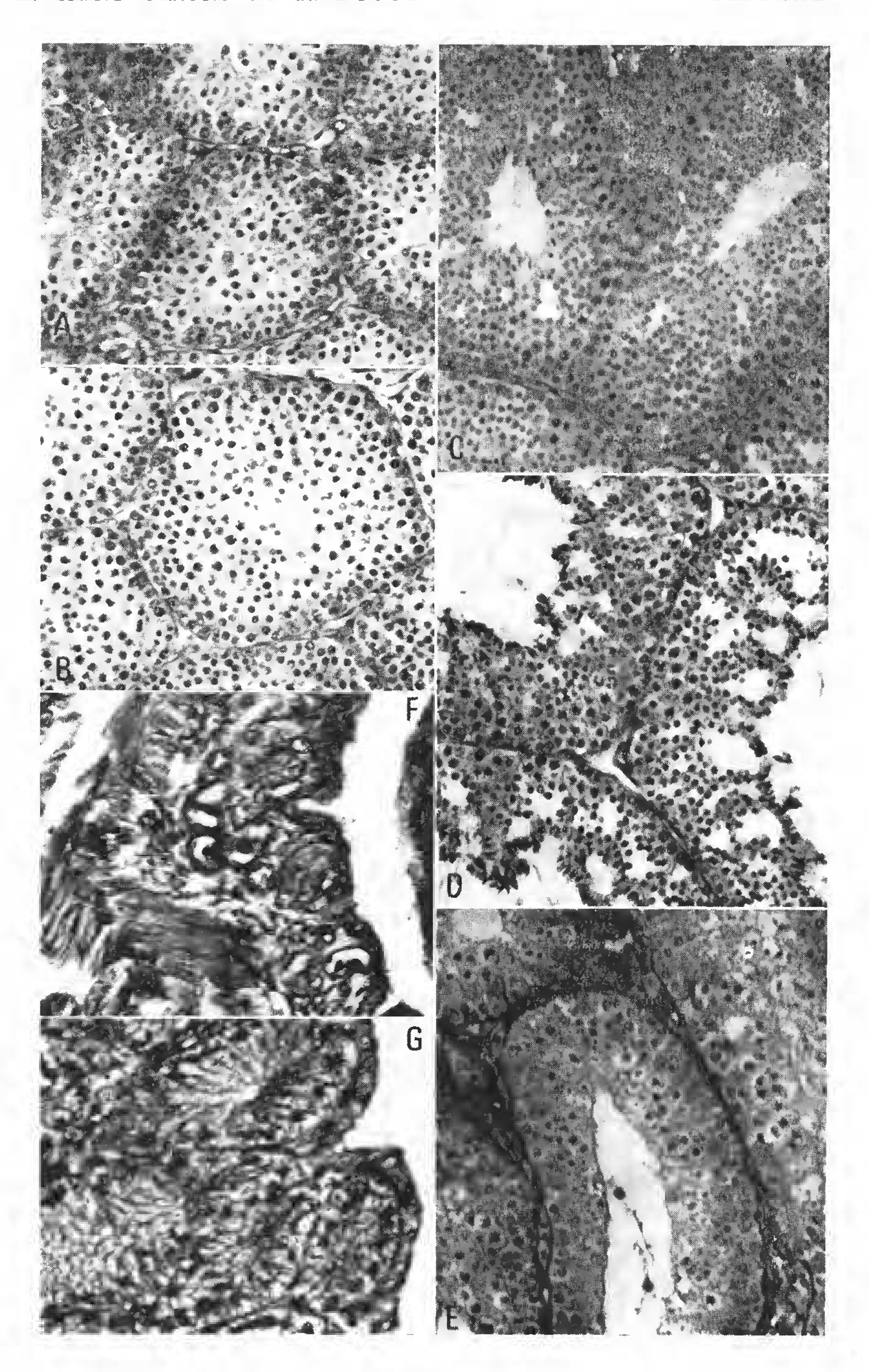
D. — 10 mai. Hémalun-éosine. Spermatogenèse continue, vive spermiogenèse.

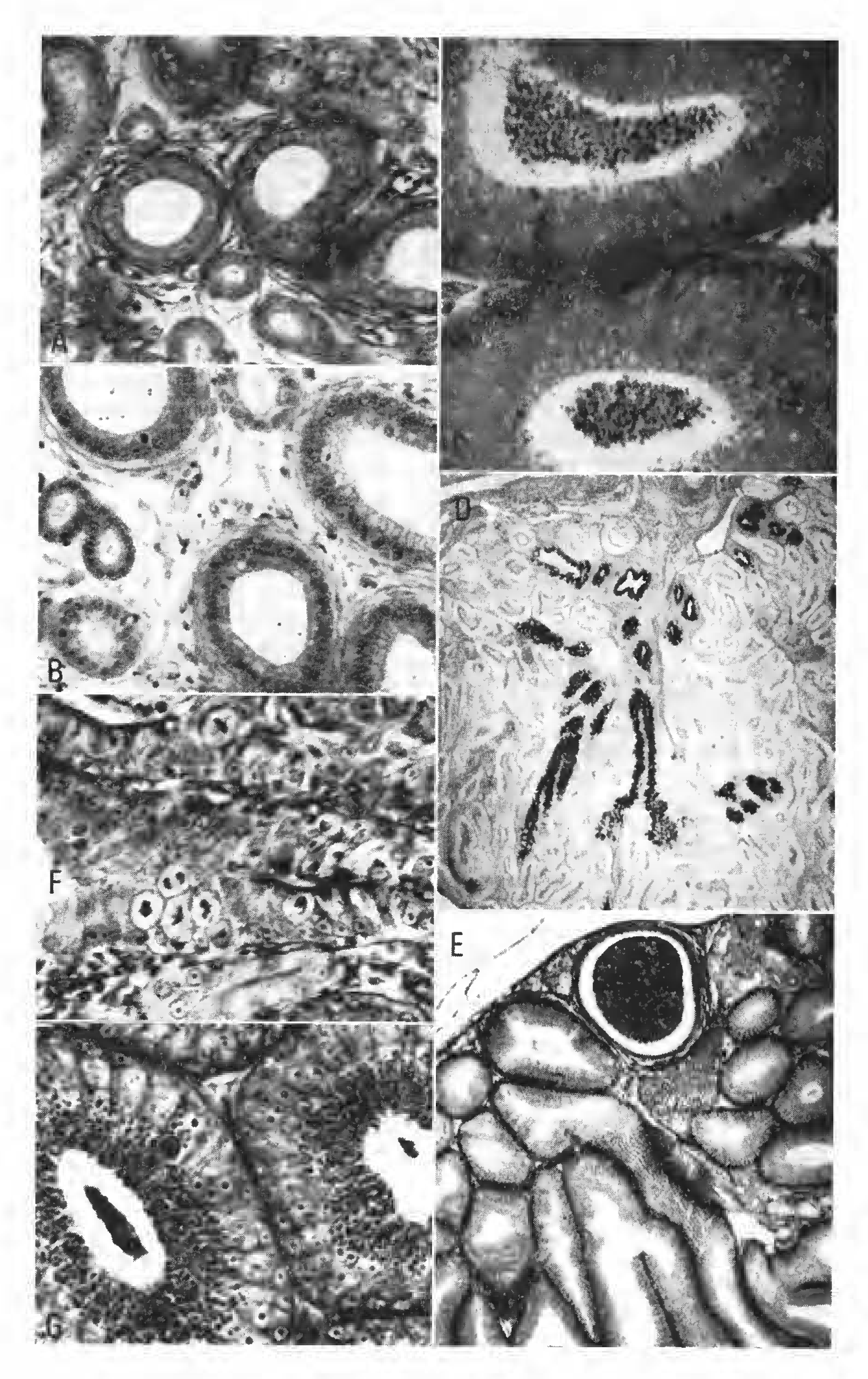
E. — 4 juillet. APS-hématoxyline-picro-indigo carmin. Spermatogenèse abortive.

FIG. E — F. — Deux stades du développement des glandes utérines de *Lacerta muralis*, en plaine. APS-hématoxyline-picro-indigo carmin, écran vert, grossissement 400 diamètres.

E. — 4 août. Les glandes utérines sont profondément involuées.

F. — 8 mars (femelle pourvue d'ovules de 4 mm de diamètre et de spermatozoïdes dans les voies génitales). Hypertrophie considérable des glandes utérines.


A
B
C
D
E
F
G


A
B
C
D
E
F
G

entièrement comblé dès la fin d'avril et peut-être même plus tôt. De même, l'involution semble plus précoce ; elle est déjà complète chez un individu du 21 juin, les deux autres étant à un stade intermédiaire entre ce dernier et les sujet de La Rochelle de la même date. Dans les deux groupes, le développement automnal du segment sexuel est trop faible pour qu'une comparaison soit possible.

Cycle sexuel des femelles

Les grandes lignes du cycle sexuel des femelles sont aussi faciles à mettre en évidence que chez les mâles, mais il est plus difficile de connaître avec certitude le nombre exact des pontes successives au printemps. La meilleure méthode serait évidemment de suivre attentivement, dans la nature, un eertain nombre de femelles marquées ; cela nous était impossible à Orédon. Toutefois, l'examen histologique des ovaires permet de connaître, avec une certaine précision, le passé d'une femelle pendant le mois précédant l'autopsie. Par exemple, il est facile de voir si un animal pourvu d'œufs dans les oviductes et de corps jaunes en formation dans l'ovaire en est à sa première ponte ou s'est déjà reproduit trois à quatre semaines plus tôt, car il existe alors d'autres corps jaunes en voie de dégénérescence mais non complètement involués. Nous nous sommes refusés à employer la troisième méthode possible, à savoir le sacrifice et l'examen superficiel de très nombreuses femelles, les populations d'Orédon n'étant apparemment pas capables de supporter sans dommage des prélèvements massifs.

A La Rochelle, les femelles de *Lacerta muralis* sont au repos sexuel complet en juillet et durant la plus grande partie du mois d'août. Les glandes utérines sont profondément involuées, leur diamètre variant de 14 à 22 μ et l'épithélium apparaît principalement constitué par des noyaux irréguliers et riches

---

LÉGENDE DE LA PLANCHE II

FIG. A — C. — Variations saisonnières de l'épididyme chez *Lacerta muralis*, en plaine. Écran vert, grossissement 250 diamètres.

A. — 12 septembre. APS-hématoxyline-picro-indigo carmin. Repos complet.

B. — 13 novembre. Hémalun-éosine. Début de développement. Remarquer les images de mitoses dans l'épithélium du canal de l'épididyme et les quelques spermatozoïdes présents dans la lumière.

C. — 10 mars. APS-hématoxyline-picro-indigo carmin. L'hypertrophie du canal de l'épididyme est déjà considérable. Remarquer la forte activité sécrétrice des cellules épithéliales, ainsi que la masse de spermatozoïdes mêlés à des grains de sécrétion qui occupe la lumière.

FIG. D — F. — Variations saisonnières du segment sexuel du rein de *Lacerta muralis*.

D. — 3 septembre (La Rochelle). Bleu alcian-APS, écran orange, grossissement 65 diamètres. *En noir*, le segment sexuel du rein, involué et muqueux, dont les mucines acides retiennent fortement le bleu alcian.

E. — 30 avril (La Rochelle). APS-hématoxyline-picro-indigo carmin, écran vert, même grossissement que fig. D. Le segment sexuel, fortement hypertrophié, a perdu son caractère muqueux. *Dans le haut* de la figure, le canal déférent, bourré de spermatozoïdes et de grains de sécrétion épididymaires.

F. — 12 mars (Orédon). APS-hématoxyline-picro-indigo carmin, écran vert, 400 diamètres. Début d'hypertrophie du segment sexuel du rein. Remarquer les nombreuses mitoses dans la zone de transition entre la partie déjà hypertrophiée du segment sexuel (*à gauche* du cliché) et la partie encore muqueuse (*à droite* de la figure). Les mucines, APS positives, apparaissent ici *en noir*.

FIG. G. — 8 mars (La Rochelle). Tétrazoréaction, écran vert, même grossissement que fig. F. Le segment sexuel est déjà notablement hypertrophié sur toute sa longueur. Noter la forte réactivité des grains de sécrétion, riches en protides.

en chromatine, tassés les uns contre les autres (pl. I, fig. F). Outre des corps jaunes en voie de dégénérescence (juillet) ou très involués (août), les ovaires ne contiennent que des follicules de moins de 2 mm de diamètre. Dès la fin d'août, les glandes utérines subissent un certain développement : les tubes glandulaires deviennent nets et leur diamètre atteint 30 à 40 µ. On y trouve souvent une petite lumière centrale et des grains de sécrétion apparaissent à l'apex des cellules dont les noyaux, basaux, sont devenus plus gros et clairs. Cet état persiste sans changement jusqu'en février. Durant toute cette période la taille des follicules ovariens n'augmente pas.

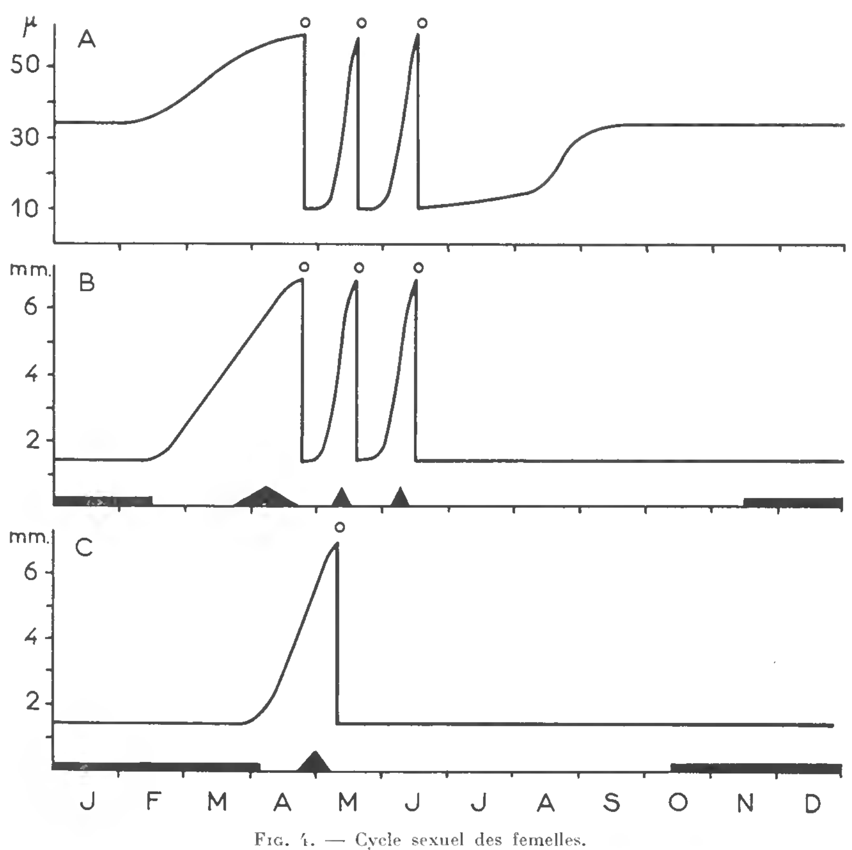


Fig. 4. — Cycle sexuel des femelles.

A. — Variations saisonnières du diamètre des glandes utérines chez *Lacerta muralis* en plaine. En abscisses : temps en mois ; en ordonnées : diamètre des glandes utérines, en µ.

B — C. — Variations saisonnières du diamètre du plus grand follicule ovarien : B, en plaine ; C, en montagne.
En abscisses : temps en mois. Les traits épais correspondent à la durée de l'hivernage, les triangles aux périodes d'accouplement. O = ovulation ; en ordonnées : diamètre du plus gros follicule ovarien, en mm.

Le développement des glandes utérines est rapide dès les premières sorties puisque, le 8 mars, leur diamètre atteint 40 à 55 µ, les cellules épithéliales étant littéralement bourrées de granulations (pl. I, fig. F). A la même date, le diamètre du plus grand follicule ovarien est de 2,4 mm chez une femelle, 4 mm chez

l'autre, il existe déjà des spermatozoïdes dans les voies génitales de cette dernière. Le 30 avril, deux femelles ont des œufs dans les oviductes. Le 10 mai, une femelle est pourvue de follicules ovariens de 6 mm, ses glandes utérines pleinement développées atteignent 65 μ de diamètre et l'état des corps jaunes indique qu'il y a eu une ponte 10 à 15 jours auparavant. Le 21 mai, une autre femelle est gestante. Il existe apparemment une troisième ponte en juin, puisque le 6 de ce mois un animal est en pleine vitellogenèse et un autre présente des œufs dans les oviductes. Parmi les trois femelles du 22 juin, l'une a des follicules ovariens de 7 mm, la seconde est gestante et la troisième vient de pondre, ainsi que l'atteste la présence de corps jaunes encore florides. Par la suite, toutes les femelles autopsiées étaient au repos sexuel.

Selon toute vraisemblance, il existe donc trois pontes successives chez les Lézards de La Rochelle, la première fin avril ou début mai, la seconde fin mai et la troisième au cours de la seconde quinzaine de juin. Il est évidemment possible que quelques individus ne se reproduisent que deux fois durant cette période, mais toutes les femelles autopsiées entre le 8 mars et le 22 juin étaient soit en cours de vitellogenèse, soit gestantes ou venant tout juste de pondre. Rappelons que le séjour des œufs dans les oviductes est d'au moins une semaine.

Il en va tout autrement en montagne. Les premières femelles, capturées le 26 avril, ne sont qu'en début de vitellogenèse et ne possèdent pas de spermatozoïdes dans les voies génitales. Le 12 mai, un animal présente des follicules ovariens de 5 mm de diamètre et s'est accouplé récemment, deux autres ont des œufs dans les oviductes. Les trois femelles autopsiées le 21 juin étaient au repos sexuel complet, avec des corps jaunes manifestement vieux de plus d'un mois. Il semble donc bien n'y avoir qu'une ponte annuelle en montagne, au cours de la deuxième quinzaine de mai, c'est-à-dire à une date à peine plus précoce que celle de la deuxième ponte des femelles de La Rochelle. Par ailleurs, le développement automnal des glandes utérines est déjà réalisé chez les deux femelles autopsiées le 31 août.

Toutes les femelles dont le plus gros follicule ovarien atteint ou dépasse 5 mm de diamètre ont des spermatozoïdes dans les voies génitales. Apparemment, le premier accouplement a lieu au début de mai à Orédon, dans le courant du mois de mars et sans doute à une date assez variable, selon les individus, à La Rochelle. Les spermatozoïdes disparaissent après chaque ovulation et un nouvel accouplement est nécessaire avant la période de reproduction suivante. Aussitôt après la copulation, les deux poches vaginales des femelles sont distendues par une sorte de bouchon vaginal, moins dur et moins bien organisé que celui des Rhinolophidae par exemple, mais néanmoins caractéristique. On y reconnaît les gros grains de sécrétion érythrophiles produits par le canal de l'épididyme des mâles et la majorité des spermatozoïdes est rassemblée en une masse ventrale ; cependant, il en existe déjà un certain nombre dans la partie inférieure du tube vaginal. Un peu plus tard, le bouchon vaginal disparaît et on ne trouve plus de spermatozoïdes que dans les replis de la partie toute inférieure de l'oviducte. Il existe bien dans la trompe de fausses glandes tubulaires, mais elles ne semblent nullement remplir le rôle de réceptacles séminaux temporaires, comme chez les Serpents, car les spermatozoïdes ne gagnent cette région qu'au moment de l'ovulation. A La Rochelle, comme à Orédon, le nombre des gros follicules ovariens et celui des œufs dans les oviductes varie de 2 à 7, les chiffres de beaucoup les plus fréquents étant 5 et 6.

Discussion

Ainsi que nous venons de le voir, le cycle sexuel des Lézards de plaine et de montagne présente de notables différences, particulièrement en ce qui concerne les femelles. Dans l'ensemble, à Orédon l'activité sexuelle commence plus tôt en automne (en été pour la spermatogenèse), mais cette avance est compensée par la longue durée de l'hivernage et, au printemps, les animaux de montagne sont soit en retard, soit au même stade (spermatogenèse) que les Lézards de plaine. Enfin, le repos sexuel est également plus précoce à Orédon, la différence étant plus grande chez les femelles que chez les mâles.

Il n'est pas possible d'éliminer, *a priori*, l'hypothèse d'une différence d'ordre génétique entre deux populations aussi éloignées l'une de l'autre. La preuve ne pourrait en être apportée que par des élevages extrêmement bien conduits, dans de très vastes terrariums de plein air ; car, s'ils survivent facilement en captivité, les Lézards des murailles se reproduisent de façon irrégulière au laboratoire, même lorsqu'ils sont placés dans de bonnes conditions. Cette irrégularité plaide d'ailleurs en faveur de l'importance des facteurs extrinsèques. Dans la suite de cette discussion, nous admettrons donc, au moins à titre provisoire, que les différences constatées entre les deux groupes étudiés ici dépendent du milieu et nous tenterons d'analyser le ou les facteurs qui en sont apparemment responsables.

Les Lézards de La Rochelle vivent sous un climat océanique assez chaud et ensoleillé, au point que les mâles peuvent être vus toute l'année, les sorties hivernales étant évidemment plus rares et limitées aux belles journées (160 heures d'insolation en moyenne pour les deux mois de décembre et janvier). Seuls les animaux capturés le 5 janvier n'avaient pas de proie dans l'estomac. La période d'activité assez régulière et d'alimentation dure en moyenne neuf mois chez les femelles (de la mi-février à la mi-novembre), interrompue seulement par les périodes de pluie ; des sorties exceptionnelles peuvent avoir lieu dès la fin de janvier. Les Lézards des murailles assurent leur thermorégulation d'autant plus facilement qu'ils sont rupicoles et assez indifférents au couvert, si bien qu'ils peuvent profiter même d'une brève éclaircie entre deux averses et sortir très tôt le matin. Leur température interne est ainsi, durant la plus grande partie de la journée, au voisinage de l'optimum, soit 32 à 33°C (le premier chiffre correspond à la moyenne que nous avons trouvée dans l'Ouest de la France, le second est donné par Licht et al. (1969) d'après des *Lacerta muralis* d'Italie septentrionale). La température des abris varie évidemment avec la profondeur et, le soir, les Lézards se tiennent fréquemment à proximité de l'entrée, où il fait plus chaud. Mais au niveau où ils se trouvent pendant la nuit et durant l'hivernage, c'est-à-dire entre 20 et 30 cm de profondeur, la température est assez uniforme, passant par un minimum en février (7,5°) et ne dépassant pas 13° en été.

La situation est évidemment différente à Orédon, soumis à un climat montagnard assez rude, avec un hiver prolongé. Toutefois, la belle saison est également chaude et ensoleillée. La période d'activité dure environ six mois et demi chez les femelles (du début d'avril à la mi-octobre), sept mois et demi à huit mois chez les mâles (première quinzaine de mars à la fin d'octobre). Dès les premières sorties, qui ont lieu pour les mâles sur des rochers entourés de neige

et sont d'ailleurs brèves, la température des Lézards peut dépasser 24° au soleil, bien que celle de l'air soit encore voisine de 0° et parfois même inférieure. A partir de la deuxième quinzaine d'avril l'optimum est atteint sans difficulté et, de mai au début de septembre, la période de chauffage continu est réduite au début de la matinée et à la fin de l'après-midi, comme à La Rochelle. Grâce à la couverture de neige, la température des abris (au-dessous de 20 cm) n'est jamais inférieure à 5° et elle atteint 12 à 14° en été.

Du point de vue des Lézards, la différence entre les deux biotopes porte donc essentiellement sur la durée de l'hivernage, ininterrompu en montagne et long de plus de quatre mois chez les mâles, cinq et demi chez les femelles, alors qu'à La Rochelle il est discontinu chez les mâles et dure à peine trois mois chez les femelles. Toutefois, de mai à août, les journées sont un peu plus courtes dans les Pyrénées du fait de la latitude et de plus — tout au moins dans les rochers de la rive Nord du lac d'Orédon — la durée de l'insolation quotidienne se trouve nettement réduite par les crêtes avoisinantes. Au total, durant la belle saison, la période pendant laquelle les Lézards peuvent atteindre leur température optimale est inférieure d'environ 2 h par jour à Orédon. Durant toute l'année, la température des abris est voisine dans les deux cas.

L'influence respective de la photopériode et de la température sur le cycle spermatogénétique des Lézards a été l'objet de plusieurs études expérimentales portant sur des espèces variées : *Lacerta muralis* (Licht et al., 1969), *Lacerta sicula* (Galgano, 1951 ; Fischer, 1967 ; 1968 ; Licht et al., 1969), *Xantusia vigilis* (Bartholomew, 1950, 1953), *Anolis carolinensis* (Fox et Dessauer, 1958 ; Licht, 1966 ; 1967 *a* et *b*) et divers *Uma* (Mayew, 1964). Une discussion détaillée de ces résultats expérimentaux — souvent difficiles à interpréter et parfois contradictoires — sortirait du cadre de cet article et ferait d'ailleurs double emploi avec celle de Licht et al. Au moins pour les Lézards des zones tempérées et méditerranéennes, tels que les *Lacerta*, on peut admettre une influence prépondérante de la température ; des températures élevées mais non nocives (c'est-à-dire de l'ordre de l'optimum pendant la journée, avec un refroidissement nocturne) prolongent la période de repos estival du testicule et, au contraire, déclenchent ou favorisent une spermiogenèse accélérée à partir du milieu de l'hiver. Inversement, des températures plus basses que celles auxquelles les Lézards sont normalement soumis (par exemple un maximum diurne ne dépassant pas 20°) accélèrent la reprise d'activité en été et ralentissent la spermatogenèse au printemps. Les températures très basses (constamment inférieure à 12°) stoppent toute évolution, comme c'est le cas dans la nature pendant l'hivernage. Par ailleurs, la photopériode ne semble jouer qu'un rôle effacé chez *Lacerta muralis* ; chez d'autres espèces, son allongement se combinerait à l'augmentation de la température pour favoriser une reprise d'activité en hiver.

A la lumière de ces données, on peut aisément concevoir la raison d'une spermatogenèse plus précoce, en été, chez des Lézards de montagne soumis à des périodes de chauffage nettement plus courtes ; l'arrêt, également plus précoce, de l'activité spermatogénétique en juin de l'année suivante, apparemment inexplicable par les conditions climatiques, pourrait être simplement dû à un cycle endogène de durée constante arrivé à son terme. Il est également certain que les températures hivernales, même à La Rochelle où le nombre d'heures d'ensoleillement et de chauffage est loin d'être négligeable, sont responsables de l'arrêt

ou de l'extrême ralentissement de la spermiogenèse, sa reprise étant liée au contraire aux conditions de vie du printemps et très probablement à la température. Ces résultats étaient prévisibles, mais il est intéressant de constater qu'en montagne, malgré un déficit thermique considérable par rapport à La Rochelle, le cycle spermatogénétique se déroule aisément et de façon tout à fait normale. La sensibilité de la lignée séminale au froid ne joue manifestement aucun rôle dans la limitation, en altitude ou en latitude, de l'espèce.

Il n'existe, à notre connaissance, aucune étude expérimentale consacrée à l'influence des facteurs externes sur le développement des caractères sexuels secondaires de Reptiles. Seule l'étude des cycles, faite chez plusieurs espèces, a montré la fréquence d'une dissociation diastémo-spermatique dans les régions tempérées, alors que dans les régions plus chaudes le développement des caractères sexuels secondaires et la spermatogenèse (de type pré-nuptial) vont de pair ; c'est le cas, par exemple, chez *Anolis carolinensis* (Fox, 1958) et les Lézards désertiques. Les faits qui se dégagent de nos constatations sont la légère poussée de développement automnal, plus nette au niveau de l'épididyme que du segment sexuel du rein, l'arrêt total de l'évolution pendant toute la durée de l'hivernage et l'extrême rapidité du développement dès le début de la période d'activité vernale. On note, entre Orédon et La Rochelle, le même décalage à l'automne que pour la spermatogenèse, mais il existe entre les deux groupes des différences beaucoup plus accusées au printemps, en sens inverse des précédentes. Bien que déjà pouvus de spermatozoïdes, les Lézards de montagne sont certainement incapables de s'accoupler au mois de mars. Toutefois, le retard est vite comblé et si le développement des caractères sexuels secondaires est sans doute un peu plus sensible que la spermatogenèse à la température, ce facteur n'intervient probablement pas dans la répartition de *Lacerta muralis*.

Chez les Reptiles, comme chez les Oiseaux, la vitellogenèse des femelles est un phénomène physiologiquement bien différent de la spermatogenèse des mâles ; elle requiert une dépense d'énergie beaucoup plus considérable et on pouvait prévoir, *a priori*, que les facteurs écologiques l'influenceraient de façon plus nette. Effectivement, on a constaté depuis longtemps que les Serpents ovovivipares dont la distribution inclut des zones thermiques variées ne se reproduisent pas tous les ans dans les parties les plus froides de leur aire de répartition (voir Tinkle, 1962, pour la bibliographie). Le phénomène est particulièrement net pour *Vipera aspis* (Saint Girons, 1957), puisqu'à la limite septentrionale de leur habitat, les femelles ne se reproduisent plus que tous les trois ans. *Vipera berus* a un cycle biennal non seulement en Finlande (Vainio, 1932), mais également dans les Alpes au-dessus de 1 000 m (Saint Girons et Kramer, 1963). Cependant, ce phénomène n'a jamais été constaté chez des Serpents ovipares qui pondent apparemment tous les ans, quel que soit le milieu où ils se trouvent ; on pourrait donc penser que c'est la longueur de la gestation dans les climats froids qui empêche les femelles de reconstituer les réserves nécessaires à la vitellogenèse de l'année suivante.

A notre connaissance, le seul exemple de cycle sexuel biennal chez un Lézard est celui des Amphisbéniens du Maroc (Bons et Saint Girons, 1963) ; mais, outre qu'il s'agit d'un groupe de fouisseurs bien particuliers, souvent rangés dans un sous-ordre à part, la répartition limitée des deux espèces étudiées, l'une ovovivipare, l'autre très probablement ovipare, ne permet aucune conclusion

d'ordre écologique. Dans les régions tempérées, le Lézard vivipare (*Lacerta vivipara*) se reproduit tous les ans, une seule fois évidemment, mais les espèces ovipares ont le plus souvent deux à trois pontes annuelles, à intervalles rapprochés. Il existe d'ailleurs un rapport évident entre le nombre des pontes par an (probablement une seule chez *L. lepida*, deux chez *L. viridis* et *L. agilis*, deux à trois chez *L. muralis*) et la taille de l'animal, phénomène logique puisqu'une année ne correspond pas au même temps physiologique pour une petite et pour une grande espèce. Dans l'Indre, d'après Rollinat (1934), les femelles de *L. muralis* pondent deux ou trois fois par an, la première ponte ayant lieu un peu plus tard qu'à La Rochelle. En Loire-Atlantique, nous avons observé deux pontes annuelles, la première au début de mai, la seconde à la fin de ce mois ou au début de juin.

Les trois pontes de La Rochelle représentent sans doute un maximum pour l'espèce, au moins à cette latitude, la ponte unique d'Orédon correspondant à un minimum d'autant plus curieux que sa date n'est pas particulièrement tardive. Il est assez probable que, comme chez d'autres Reptiles, la limite altitudinale absolue est due à l'abaissement de la température qui ne permet plus aux embryons de se développer dans le sol. Mais la baisse de fécondité des femelles rend certainement les populations plus fragiles, avant même que ne joue le phénomène précédent.

Résumé

Le cycle sexuel de deux populations de *Lacerta muralis* vivant l'une en plaine (La Rochelle, Charente-Maritime, 46°12′ Lat. Nord, hivernage discontinu chez les mâles et durant environ trois mois chez les femelles), l'autre en montagne (Orédon, Hautes-Pyrénées, 42°50′ Lat. N., 1 850 m. d'altitude, durée de l'hivernage de plus de quatre mois chez les mâles et de cinq mois et demi chez les femelles), a été comparé.

Chez les mâles on constate, en montagne, une involution un peu plus précoce (deux à quatre semaines) du testicule et des caractères sexuels secondaires en juin. La spermatogenèse recommence également plus tôt en été. Au mois de mars (date des premières sorties des mâles en montagne), la spermatogenèse est au même stade dans les deux populations, alors que le développement des caractères sexuels secondaires a deux mois de retard chez les Lézards de montagne, retard qui est comblé en quelques semaines.

Les femelles de plaine ont le plus souvent trois pontes par an, la première à la fin d'avril ou au début de mai, la seconde à la fin de mai et la troisième durant la deuxième quinzaine de juin. En montagne, il n'existe apparemment qu'une seule ponte, au cours de la deuxième quinzaine de mai. Le nombre d'œufs par ponte ne diffère apparemment pas dans les deux cas.

BIBLIOGRAPHIE

Asplund, K. K., et C. H. Lowe, 1965. — Reproductive cycles of the iguanid lizards *Urosaurus ornatus* and *Uta stansburiana* in southwestern Arizona. *J. Morph.*, **115**, pp. 27-34.

Atland, P. D., 1941. — Annual reproductive cycle on the male fence lizard. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, **57**, pp. 73-83.

Bartholomew, G. A., 1950. — The effects of artificially controlled temperature and day length on gonadal development in a lizard, *Xantusia vigilis*. *Anat. Rec.*, **106**, pp. 49-60.

— 1953. — The modification by temperature of the photoperiodic control of gonadal development in the lizard *Xantusia vigilis*. *Copeia*, 1953, pp. 45-50.

Blount, R. F., 1929. — Seasonal cycle of the interstitial cells in the testis of the horned toad, *Phrynosoma solare*. *J. Morph.*, **48**, pp. 317-344.

Bons, N., 1963. — Le cycle d'activité sexuelle du mâle du Lézard *Acanthodactylus erythrurus lineomaculatus*. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **256**, pp. 1021-1023.

Bons, J., et H. Saint Girons, 1963. — Écologie et cycle sexuel des Amphisbéniens du Maroc. *Bull. Soc. Hist. Nat. Phys. Maroc*, **43**, pp. 117-158.

Courrier, R., 1929. — Les modifications saisonnières de l'appareil uro-génital chez *Uromastix acanthinurus* Bell. *Arch. Anat. micr. Parsi*, **25**, pp. 388-394.

Dalcq, A., 1921. — Étude de la spermatogenèse chez l'Orvet. *Arch. Biol.*, **31**, pp. 347-445.

Fischer, K., 1967. — Untersuchungen zur Physiologie der Jahresperiodik des Sexualverhaltens bei männlichen Ruineneidechsen (*Lacerta sicula campestris* Betta) ; Refraktarperiode und endogener Jahresrythmus. *Nachr. Akad. Wiss. Göttingen*, Math. Physik., **11**, [10 p.].

— 1968. — Untersuchungen zur Jahresperiodik der Fortpflanzung hei männlichen Ruineneidechsen (*Lacerta sicula campestris* Betta). *Zool. Anz.* suppl., **31**, pp. 325-340.

Fox, W., 1958. — Sexual cycle of the male lizard *Anolis carolinensis*. *Copeia*, 1958, pp. 22-29.

Fox, W., et H. C. Dessauer, 1958. — Response of the male reproductive system of lizards (*Anolis carolinensis*) to unnatural day-lengths in different seasons. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, **115**, pp. 421-439.

Frankenberger, F., 1928. — Étude sur la spermatogenèse de quelques Lézards de la région de Bratislava. *C. R. Ass. Anat.*, n° 23, pp. 163-166.

Galgano, M., 1951. — Prime richerche intorno all'influenza della luce e della temperature sul ciclo sessuale di *Lacerta sicula campestris* (Betta). *Boll. Zool.*, **18**, pp. 109-115.

Herlant, M., 1933. — Recherches histologiques et expérimentales sur les variations cycliques du testicule et des caractères sexuels secondaires chez les Reptiles. *Arch. Biol.*, **44**, pp. 347-468.

Kehl, R., 1944. — Étude de quelques problèmes d'endocrinologie génitale chez certains Reptiles du Sud algérien. *Rev. Canad. Biol., Montréal*, **3**, pp. 131-219.

Licht, P., 1966. — Reproduction in lizards : influence of temperature on photoperiodisme in testicular recrudescence. *Science, N. Y.*, **154**, pp. 1668-1670.

— 1967 *a*. — Environmental control of annual testicular cycles in the lizard *Anolis carolinensis*. I. Interaction of light and temperature in the initiation of testicular recrudescence. *J. exp. Zool.*, **165**, pp. 505-516.

— 1967 *b*. — Environmental control of annual testicular cycles in the lizard *Anolis carolinensis*. II. Seasonal variations in the effects of photoperiod and temperature on testicular recrudescence. *Ibid.*, **166**, pp. 243-254.

Licht, P., H. E. Hoyer et P. G. W. van Oordt, 1969. — Influence of photoperiod and temperature on testicular recrudescence and body growth in the lizards, *Lacerta sicula* and *Lacerta muralis*. *J. Zool., Lond.*, **157**, pp. 469-501.

Mayhew, W. W., 1964. — Photoperiodic responses in three species of the lizard genus *Uma*. *Herpetologica*, **20**, pp. 95-113.

Miller, M. R., 1948. — The seasonal histological changes occuring in the ovary, corpus luteum and testis of the viviparous lizard, *Xantusia vigilis*. *Univ. Calif. Pub. Zool.*, **47**, pp. 197-224.

Regamey, J., 1935. — Les caractères sexuels du Lézard (*Lacerta agilis* L.). *Rev. Suisse Zool.*, **42**, pp. 87-168.

Reiss, P., 1923. — Le cycle testiculaire du Lézard. *C. R. Soc. Biol.*, **88**, pp. 445-448.

Reynold, A. E., 1943. — The normal seasonal reproductive cycle in the male *Eumeces fasciatus* together with some observations on the effect of castration and hormone administration. *J. Morph.*, **72**, pp. 333-373.

Rollinat, R., 1934. — La vie des Reptiles de la France centrale. Delagrave, Paris, 337 p.

Saint Girons, H., 1957. — Le cycle sexuel chez *Vipera aspis* dans l'Ouest de la France. *Bull. Biol.*, **91**, 284-350.

— 1963 *a*. — Données histophysiologiques sur le cycle annuel des glandes endocrines et de leurs effecteurs chez l'Orvet, *Anguis fragilis* (L.). *Arch. Anat. micr.*, **52**, pp. 1-51.

— 1963 *b*. — Spermatogenèse et évolution cyclique des caractères sexuels secondaires chez les Squamata. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 12e sér., **5**, pp. 461-476.

— 1967. — Le cycle sexuel et les corrélations hypophyso-génitales des mâles chez *Agama bibroni* Duméril au Maroc. *Bull. Biol.*, **101**, pp. 321-344.

Saint Girons, H., et E. Kramer, 1963. — Le cycle sexuel chez *Vipera berus* en montagne. *Rev. Suisse Zool.*, **70**, pp. 191-221.

Tinkle, D. W., 1962. — Reproductive potential and cycles in female *Crotalus atrox* from northwestern Texas. *Copeia*, 1962, pp. 306-313.

Vainio, I., 1932. — Zur Verbreitung und Biologie der Kreuzotter, in Finnland. *Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn.*, **12**, pp. 1-19.

Wilhoft, D. C., et W. B. Quay, 1961. — Testicular histology and seasonal changes in the lizard, *Sceloporus occidentalis*. *J. Morph.*, **108**, pp. 95-106.